Lane Medical Library

Zur Entwicklungsgeschichte des schallleitenden Apparates des Axolotl

(Siredon pisciformis).

INAUGURAL-DISSERTATION

WELCHE

ZUR ERLANGUNG DER DOCTORWÜRDE

IN DER

MEDICIN UND CHIRURGIE

MIT ZUSTIMMUNG

DER MEDICINISCHEN FACULTÄT

DER

FRIEDRICH-WILHELMS-UNIVERSITÄT ZU BERLIN

am 31. März 1896

NEBST DEN ANGEFÜGTEN THESEN

ÖFFENTLICH VERTHEIDIGEN WIRD

DER VERFASSER

Michael Witebsky

prakt. Arzt

aus Georgenburg.

OPPONENTEN:

Hr. Dr. med. Julius Neuberger, pract. Arzt.

- Dr. med. Wilhelm Stoeltzner, pract. Arzt.

- Dr. med. Semi Meyer.

BERLIN.

Buchdruckerei von Gustav Schade (Otto Francke).

Linienstrasse 158.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA40153520_0002

Meinen teuren Eltern

in kindlicher Liebe und Dankbarkeit

gewidmet.

Der Verfasser.

Die Morphologie der Gehörknöchelchen bildete von jeher Gegenstand eingehendsten Studiums. Schon ihre eigenartige Gestalt, ihre Verbindung untereinander zu einer Kette, die sich vom Trommelfell durch die Paukenhöhle hindurch zum ovalen Fenster der Labyrinthkapsel erstreckt, haben das Interesse der Anatomen und Zoologen in hohem Maasse hervorzurufen vermocht, vor allem waren es ihre Entwicklung sowie ihre Homologie, ihre morphologische Gleichwertigkeit mit den anderen, bei den verschiedenen Wirbeltierklassen als schallleitende Elemente functionierenden Gebilden, wie mit den bei den niederen Wirbeltieren zum Aufbau des Kiefer- und Kiemenapparates verwandten Elementen des Visceralskeletes, die den Inhalt vieler Schriften bildeten. Über die morphologische Äquivalenz von Gebilden kann man sich aber nicht eher eine richtige Vorstellung bilden, als bis man die Entwicklungsgeschichte derselben genau studiert hat. Nun werden aber die schallleitenden Elemente bereits in der allerfrühesten Zeit angelegt, so dass wir nur äusserst selten über derartiges Material von den höheren Wirbeltieren und gar vom Menschen verfügen können. Ausserdem besitzen jene Gebilde selbst bei fortschreitender Entwicklung und Ausbildung nur sehr geringe Dimensionen, so dass in der That das Studium der Entwicklungsgeschichte derselben mit vielen, fast unüberwindbaren Schwierigkeiten zu kämpfen hat und daher auch nicht über alle diese Fragen in wünschenswerter Weise genügende Aufklärung zu verschaffen vermag.

Wie überall so findet die Entwicklungsgeschichte der höheren Wirbeltiere und des Menschen auch in der Morphologie des schallleitenden Apparates eine Ergän-

zung im Studium der vergleichenden Embryologie und vergleichenden Anatomie. So haben denn auch die vergleichend anatomischen und vergleichend embryologischen Forschungen eine Fülle von Licht über diese Fragen verbreitet. — Während nun aber über die Genese und Homologie von Hammer und Amboss die Ansichten der Autoren so ziemlich übereinstimmen, insofern als sie dieselben vom ersten Schlundbogen, dem Mandibularbogen, herleiten, ist die sogenannte „Stapesfrage", die Frage nach der Herkunft und Homologie des das ovale Fenster verschliessenden Gebildes, durchaus noch nicht genügend beantwortet worden.

Ich habe es daher unternommen, einer Anregung meines verehrten Lehrers, Herrn Prof. Hertwig, folgend, dieser Frage näher zu treten und die Verhältnisse beim Axolotl oder Siredon pisciformis, einem der niedersten Amphibien (Larve von Amblystoma mexicanum) genau zu untersuchen. Vor allem habe ich dabei mein Augenmerk auf die Genese gerichtet, da man ja, wie oben bemerkt, über die Homologie der einzelnen Teile nur dann zu sicheren Ergebnissen gelangt, wenn die Herkunft derselben festgestellt ist.

Bevor ich auf mein eigentliches Thema zu sprechen komme, will ich noch in Kürze auf die Litteratur eingehen, die ich in erschöpfender Weise unmöglich berücksichtigen kann. Giebt es doch wohl kaum ein Capitel in der Morphologie, worüber so viele ganz verschiedenartige und zum Teil diametral entgegengesetzte Ansichten geäussert wurden, wie gerade über die Genese und morphologische Äquivalenz der schallleitenden Elemente.

Schon zu Anfang unseres Jahrhunderts wurde vereinzelt der Versuch gemacht, die Gehörknöchelchen als Teile des Visceralskeletes vom eigentlichen Cranium, der Gehirnkapsel, zu trennen, keiner aber hat diese Lehre so begründet wie Reichert. Er hatte in seiner ersten Arbeit „Über die Visceralbogen der Wirbeltiere im allgemeinen und deren Metamorphose bei den Vögeln und Säugetieren" in unzweideutiger Weise den Beweis erbracht, dass die Gehörknöchelchen der höheren Wirbeltiere ihren Ursprung dem Visceralskelet verdanken, wel-

ches sich nach den Untersuchungen von Huschke auch bei den Embryonen der Säugetiere und denen des Menschen in einer frühen Embryonalzeit anlegt. Dabei stellte Reichert die Behauptung auf, dass Hammer und Amboss der Säuger vom ersten Schlundbogen, Mandibularbogen, stammen, der Stapes derselben sowie die Ohrcolumella der Reptilien und Vögel sich vom zweiten Visceralbogen, dem Zungenbeinbogen, ableiten, und zwar vom oberen Abschnitt desselben, der bei den niederen Wirbeltieren, den Haien, das Hyomandibulare darstellt.

Während er nun hier mit voller Entschiedenheit dafür eintritt, dass der ganze Stapes der Säuger, die die Fenestra ov. verschliessende Platte mitsamt den sich daran anschliessenden Schenkeln, ebenso die ganze Columella der Reptilien und Vögel vom zweiten Visceralbogen aus ihren Ursprung nimmt, kommt er in seiner zweiten Arbeit im Jahre 1838 (Vergleichende Entwicklungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien nebst den Bildungsgesetzen des Wirbeltierkopfes im allgemeinen und seinen hauptsächlichen Variationen durch die einzelnen Wirbeltierklassen) zu dem Ergebnis, dass die schallleitenden Elemente der Amphibien, welche aus einem die Fenestra ovalis verschliessenden Knorpel, dem Operculum, und einem sich daran anschliessenden Knorpelstab, der Columella im engeren Sinne, bestehen, nicht vom Visceralskelet stammen, sondern von der Gehörkapsel selbst sich ableiten, welch letztere sich ihrerseits ganz unabhängig vom Axenskelet, dem das Gehirn umschliessenden eigentlichen Cranium, als Sinneskapsel periotisch anlege. Reichert kommt zu dieser Ansicht aus dem Grunde, weil es ihm bei seinen Untersuchungen, die er mittels Präparation unter der Lupe an verschiedenen Species, an Bufo igneus und an Triton, also an Anuren und Urodelen, angestellt hatte, nicht gelungen war, den knorpeligen Zusammenhang dieses Gebildes mit dem zweiten Visceralbogen festzustellen. Über die Art und Weise der Entstehung dieses Gebildes aus der Wand der Labyrinthkapsel giebt er nichts Näheres an. „An seinem (des Labyrinthes) äusseren Umfange hat sich ein elliptisch geformtes Knorpelblättchen von

der umliegenden Masse gelöst und steht mit derselben an seiner Peripherie nur häutig im Zusammenhang. Nach seiner Hinwegnahme wird uns durch das ovale Fenster der Eingang zum Labyrinth des Gehörorganes freigelegt. Dieses Knorpelstückchen stellt das Gehörknöchelchen des Bufo igneus dar. Seiner Genese zufolge kann es mit Gehörknöchelchen der höheren Wirbeltiere nicht verglichen werden. Es ist ein kleiner Knorpel, welcher wohl einen Zusammenhang mit dem serösen Blatte haben mag, der aber zum Wirbeltypus nicht in solcher Beziehung steht, wie der Steigbügel und die Columella der höheren Wirbeltiere, welche sich aus dem zweiten Visceralbogen herausbilden" (l. c. p. 45). Allerdings giebt er auch zugleich an, dass die Gehörknöchelchen, die Columella im engeren Sinne, sofern solche bei einigen Arten vorhanden sind, aus dem oberen Abschnitt des zweiten Visceralbogens stammen. — Damit hatte Reichert die Lehre vom doppelten Ursprung der schallleitenden Elemente der Amphibien begründet. Die Verschlussplatte der Fenestra ovalis, das Operculum, stamme vom knorpeligen Labyrinth, der Knorpelstab, der sich daran anschliesst, die Columella, vom Visceralskelet, und zwar vom oberen Abschnitt des Zungenbeinbogens.

Im fertig ausgebildeten Zustande hatten schon vor Reichert die französischen Forscher bei den Anuren die Verschlussplatte vom Stiel in ihren Schilderungen und Abbildungen gesondert. Cuvier unterscheidet in seinem Werke „Ossemens fossiles" (T. V. P. 2. p. 395) die knorpelige Platte und den gelenkig mit derselben verbundenen Knorpelstab. Ebenso schildert Dugès in seiner bekannten Preisarbeit „Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens" die knorpelige Scheibe und den damit artikulierenden Stiel. In betreff ihrer Entwicklung erfahren wir aber hierin nichts.

Ebenso wie Reichert vertritt auch der englische Forscher Parker die Ansicht vom doppelten Ursprung des schallleitenden Apparates bei den Amphibien. Parker, dem wir eine ganze Reihe von umfassenden Untersuchungen über die Morphologie des Kopfskeletes der verschiedenen Wirbeltierklassen verdanken, hat zuerst

im Jahre 1870 das Kopfskelet des Frosches bearbeitet und später im Jahre 1877 auch die Verhältnisse am Urodelenschädel genau studiert. Schon in seiner ersten Arbeit „On the Structure and Development of the Skull of the common Frog“ (Philosophical Transactions 1870, p. 157) kommt er zu dem Ergebnis, dass das Operculum in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht zur Labyrinthkapsel gehöre, es sei „a periotic segment“, die Columella dagegen, die er in verschiedene Abschnitte einteilt und mit Inter-, Medio-, Extra- und Suprastapediale bezeichnet, stamme vom zweiten Visceralbogen. Über die Art der Entstehung der Fenestra ovalis und des Operculum lauten seine Angaben dahin, dass die Labyrinthkapsel zuerst völlig verknorpelt sei, in diesem Zustand eine Zeit lang verharre, später aber löse sich aus ihr die Verschlussplatte heraus. In einer anderen Arbeit vom Jahre 1876 „On the Structure and Development of the Skull of the Batrachia, Part II.“ (Philosophical Transactions 1876, p. 621) modifiziert er seine Ansicht dahin, dass die Verschlussplatte eine spät verknorpelnde Partie des häutigen Gewebes sei, welches das ovale Fenster verschliesse. Wie sich dann die Fenestra ovalis selbst bilde, ist aus diesen Angaben nicht zu entnehmen. Bei alledem bekennt sich Parker auch hier wieder (p. 622 Anm.) zu seiner früheren, in seiner ersten Arbeit niedergelegten Ansicht, wonach die Verschlussplatte von der Ohrkapsel abstamme. „I yet hold, most tenaciously, to my old view as to the homologies of the parts; namely that the „stapes“ (i. e. Operculum) is a periotic, and the whole complex „columella“ a hyoidean element.“

Mehr Berücksichtigung und eingehendere Darstellung der Verhältnisse der Fenestra ovalis finden wir in Parkers Urodelenarbeit „On the Structure and Development of the Skull in the Urodelous Amphibia“ (Philosophical Transactions of the Royal Society 1877, part II). Er hat darin die Larve Siredon pisciformis auf allen Stadien sowie das metamorphosierte Amblystoma mexicanum in Bezug auf ihr Kopfskelet einer genauen Untersuchung unterworfen. Hier macht er die Angabe, dass

die Fenestra ovalis an der bereits total verknorpelten Ohrkapsel dadurch entstehe, dass sich an der unteren Fläche nahe der Aussenseite eine Spalte bilde, — „the cartilage-has undergone dehiscence. — The cleft is the fenestra ovalis“ (p. 546—547). Erst nachträglich bilde sich das Operculum durch Abschnürung von der Ohrkapsel „cut up from the cartilaginous capsule“. Auch bei den Urodelen soll also bereits ein Zustand existieren, in welchem die Labyrinthkapsel total verknorpele.

Einer ähnlichen Auffassung huldigt auch Wiedersheim, der fast zur selben Zeit (1877) seine umfassende Monographie über das Kopfskelet der Urodelen veröffentlichte. Seine Untersuchungen hat er in Bezug auf die Opercularfrage hauptsächlich an Triton alpestris und Amblystoma angestellt. In keinem Entwicklungsstadium von Triton alp. sei es ihm gelungen, Beziehungen zwischen dem oberen Ende des Hyoidbogens und der Verschlussplatte im Sinne einer genetischen Zusammengehörigkeit nachzuweisen. Das Operculum sei vielmehr ein Teil der Wand der Labyrinthkapsel, welche primär gänzlich verknorpele. „Kurz nach der Verschmelzung der Parachordalelemente mit den Gehörblasen sieht man am äusseren Rand ihrer Unterfläche eine ringförmige Zone auftreten, welche bei genauerem Studium sich als eine circuläre Verdünnung der Knorpelwand herausstellt. Letztere schreitet immer weiter fort, und schliesslich hat sich eine rundlich ovale Knorpelscheibe aus der Labyrinthwand herausgeschnürt, so dass das Operculum der Urodelen ontogenetisch nicht vom Kiemenapparat, sondern von der Gehörkapsel selbst herzuleiten ist.“

Wie für alle anderen Teile des Urodelenschädels, so verdanken wir auch für die Anlage der Ohrkapsel, der Fenestra ovalis und des Operculum Stöhr wichtige Beobachtungen. Stöhr hat in seiner Urodelenarbeit („Zur Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels“, Würzburger Habilitationsschrift 1879) zum ersten Male mit zureichenden Methoden die Entwicklung der genannten Gebilde genau verfolgt. Als Untersuchungsobject diente ihm die Larve des Kammmolches, Triton cristatus. Zumeist bediente er sich der Querschnitts-

methode, ausserdem hat er nach der Born'schen Methode von ganzen Schnittserien Wachsmodelle anfertigen lassen. Die Einzelheiten bei der Entwicklung des Operculum hat er an einer 24 mm langen Tritonlarve studiert, die er in Frontalschnitte zerlegt, wovon drei aufeinanderfolgende Querschnitte auf Tafel XXIX (Fig. 8—10) abgebildet sind. Nach der ganzen Schnittserie ist das Wachsmodell reconstruiert, wovon sich auf Tafel 29 (Fig. 11) eine Abbildung befindet. Dabei kommt Stöhr zu dem Resultat, dass die Fenestra ovalis nur einen nicht verknorpelnden Teil der häutigen Ohrkapsel darstelle, dass es also niemals einen Zustand gebe, in welchem die periotische Kapsel vollständig aus Knorpel bestehe. Dann wachse aus dem vorderen Umfang des Fensterrahmens ein nach hinten gerichteter Knorpelfortsatz, der auf die häutig geschlossene Fenestra ovalis zu liegen komme. Nach kurzer Zeit löse er sich von der Labyrinthkapsel ab, da er von zwei Gefässen umgeben ist, welche den darunter liegenden Knorpel zum Schwund bringen. „Das Operculum ist demnach ein Teil der knorpeligen Ohrkapsel, hervorgewachsen vom vorderen Umfang des ovalen Fensters. Mit dem Hyoidbogen steht er genetisch in keiner Beziehung."

Hinsichtlich der Bildung der Fenestra ovalis zu denselben Ergebnissen gelangt, kann ich mich in betreff der Opercularplatte durchaus nicht zu der Stöhr'schen Ansicht bekennen, muss mich vielmehr für einen visceralen Ursprung derselben aussprechen.

Bevor ich aber auf die Resultate meiner Untersuchungen etwas genauer eingehe, will ich in Kürze die Art und Weise angeben, wie ich das Material, das mir zu Gebote stand, verwendet habe. In fast allen Grössen und in ziemlich reichlicher Anzahl stand mir der Axolotl oder Siredon pisciformis, die Larve des mexicanischen Amblystoma, die bekanntlich auch als solche eine relativ bedeutende Grösse und vollständige Fortpflanzungsfähigkeit erreicht, zur Verfügung. Die Köpfe dieser Larven wurden in einem Gemisch von Picrin-Essigsäure-Sublimat ein bis zweimal 24 Stunden fixiert. Als Entkalkungsflüssigkeit, wenigstens für die grösseren Objecte,

benutzte ich eine schwache, $^1/_2$ % Salzsäurelösung oder eine 4 % Trichloressigsäure-Lösung. Nachdem die Objecte einen Tag lang unter fliessendem Wasser gestanden, wurden sie in 70 % Alkohol gebracht, dem eine geringe Menge einer alkoholischen Jodlösung zugesetzt wurde behufs Vermeidung von Quecksilberniederschlägen. Die Stücke wurden dann in Grenacher'schem alkoholischen Boraxcarmin 1—2 Tage durchfärbt, in salzsäurehaltigem Alkohol kurze Zeit entfärbt, in Alkohol von steigender Concentration gebracht und in bekannter Weise in Paraffin eingebettet. Die Objecte wurden in eine fortlaufende Reihe von Schnitten zerlegt, zumeist in frontaler Richtung von vorn nach hinten bis zur Herzgegend zwecks einer genauen topographischen Orientierung. Bei einigen jüngeren Larven wurden die Schnitte auch in sagittaler und in horizontaler Richtung, das ganze Tier entlang, durchgeführt. Die Dicke der Schnitte betrug in der Regel 20 Micra, nur ein Object, der Kopf eines 10 cm langen Axolotls, wurde in 50 Micra dicke Schnitte zerlegt. — Im folgenden werde ich mich auf die Schilderung von Befunden an Querschnitten der verschiedensten Stadien beschränken, da sie für unseren Zweck am lehrreichsten sind.

Den Ausgangspunkt meiner Darstellung bildet ein ganz junges Stadium. Die Larve ist 10 mm lang. Von Extremitäten noch nichts wahrzunehmen.

Larve „e", Objectträger 1, Reihe 7, Schnitt 12.

Dieser Schnitt geht durch die Labyrinthgegend. Vom Visceralskelet, welches hier bereits knorpelig differenziert ist, sind der Zungenbeinbogen oder der zweite Schlundbogen, sowie die drei ersten Kiemenbogen im Querschnitt getroffen. Von dem Quadratum, dem oberen Abschnitt des ersten Viceralbogens oder Mandibularbogens, ist hier nichts mehr zu sehen. Die Chorda dorsalis erscheint hier etwas plattgedrückt, wohl infolge von Schrumpfung der Chordazellen. Jederseits von der Chorda befindet sich ein kleiner Knorpel, der Parachordalknorpel, welcher dem seitlichen Umfang derselben fast in ganzer Höhe unmittelbar anliegt und sich lateralwärts in eine

dünne bindegewebige Membran fortsetzt, die zusammen mit dem Parachordalknorpel und der Chorda dorsalis die Unterlage des Mittelhirns bildet und somit den Boden der Gehirnkapsel oder des eigentlichen Craniums darstellt. Dicht neben dem Hirn befindet sich jederseits das Ohrlabyrinth. Die Labyrinthblase ist schon ziemlich weit differenziert. Sie hat sich bereits in ihre beiden Hauptabschnitte getheilt, den dorso-lateralen Abschnitt, Utriculus, und den medio-ventralen, Sacculus. Vom Utriculus hat sich der Sinus superior abgesondert. Die vom letzteren entspringenden Bogengänge, der vordere und der hintere, sind hier nicht getroffen. Dagegen sieht man, wie vom Hauptabschnitt des Utriculus der äussere Bogengang sich gerade abschnürt, indem die beiden Epithelblätter der Ausstülpung sich fest aufeinander legen und zu verkleben beginnen, während am Rande der letzteren das Lumen ziemlich weit ist. Medial vom Sinus superior befindet sich der Durchschnitt des Saccus endolymphaticus, des erweiterten Endes des Ductus endolymphaticus.

Im Gegensatz zum häutigen Labyrinth befindet sich die Labyrinthkapsel in der allerersten Anlage. Nur am äusseren Umfange des äusseren halbkreisförmigen Kanals hat sich eine einfache Lage von Zellen im periotischen Gewebe in Knorpelgewebe differenziert, welches von der Labyrinthblase nur durch einen sehr engen spaltförmigen perilymphatischen Raum getrennt ist. Dorsalwärts setzt sich der Knorpel in eine Reihe von Zellen fort, deren Kerne eine regelmässig angeordnete Stellung zeigen und die also der Stöhr'schen „Knorpelanlage" entsprechen. Nach unten und innen geht der Knorpel in eine bindegewebige Membran über, welche den Boden der Labyrinthkapsel bildet. Dicht unter dem äusseren Bogengang verlaufen zwei Gefässe, lateral oben die Vena jugularis, medial unten die Carotis. Weder die Jugularvene noch die Carotis liegen hier der periotischen Hülle dicht unmittelbar an, vielmehr sind dieselben von ihr durch eine schmale Schicht indifferenten Gewebes getrennt. Die Stelle der häutigen Kapsel, welche unterhalb des äusseren Bogenganges liegt, stellt hier, im mittleren Abschnitt

des Labyrinthes, die Lücke dar, welche auch später noch eine Zeit lang nur durch die dünne bindegewebsartige Membran verschlossen wird, nämlich die Fenestra ovalis. Mit dem Hyoidbogen steht hier die Labyrinthkapsel in keiner Verbindung.

Der nächstfolgende Schnitt nach hinten zeigt im grossen und ganzen dieselben Verhältnisse. Nicht ganz unerwähnt möchte ich dabei eine Beobachtung lassen, die sich mir auf verschiedenen Serien dieses Stadiums gerade in dieser Gegend aufgedrängt hat. Wenn man nämlich genau zusieht, so findet man im indifferenten Gewebe eine säulenförmige Anordnung von Zellkernen, die sich von der Knorpeloberhaut (Perichondrium) des proximalen oberen Endes des zweiten Schlundbogens aus bis zur unteren äusseren Kante der häutigen Ohrkapsel erstreckt. Ich möchte diesem Befunde durchaus keinen grossen Wert beilegen und ihn etwa als eine differenzierte Anlage im Sinne Stöhrs angesehen wissen wollen, dennoch hielt ich ihn für beachtenswert, da man es durchaus nicht ganz in Abrede stellen kann, dass sich hier im indifferenten Gewebe zwischen dem Hyoidbogen und der periotischen Kapsel ein dichter kernreicher Gewebszug anlegt.

Vier Schnitte weiter hinten liegt die Chorda beiderseits frei von jeder knorpeligen Umhüllung, nur am äusseren Umfang des äusseren Bogenganges zeigt sich deutliches Knorpelgewebe. Vom Visceralskelet sieht man hier vom Hyoidbogen nichts mehr, dagegen schickt sich der fünfte Visceralbogen (der dritte Kiemenbogen) zur Abgabe des sechsten an.

Stadium 2.

Larve von ca. 18 mm Länge. Die vorderen Extremitäten angedeutet. Object „C", Objectträger 2, Reihe 4, Schnitt 6.

Auf diesem Stadium hat sowohl die eigentliche Schädelkapsel als auch die Labyrinthkapsel bedeutende Fortschritte in ihrer knorpeligen Differenzierung gemacht. Die Basalplatte hängt continuierlich mit dem Boden der Labyrinthkapsel zusammen. An der Basalplatte selbst

sowie an ihrer Verbindungsstelle mit der Labyrinthkapsel ist keine histologische Differenz wahrzunehmen. Die Chorda liegt hier in einer flachen Rinne des Os parasphenoidale, welches sich von der Mundschleimhaut aus als dünner Deckknochen angelegt hat. Ueber der Chorda haben sich die beiden Basalplattenhälften vereinigt. Die Labyrinthhöhle erscheint auf diesem Schnitt fast vollständig von Knorpel umgeben. Nur auf der medialen Wand links befindet sich im Knorpel eine Lücke, wodurch der Facialias und Acusticus das Labyrinthcavum betreten.

Der vordere und der äussere Bogengang communizieren mit dem Hauptraum der Ohrkapsel. Die Wand der letzteren wird zum grossen Teile von einer einfachen Lage junger Knorpelzellen gebildet. Von den Schlundbogen fällt das Quadratum nicht mehr in diesen Schnitt, der Hyoidbogen, der erste und zweite Kiemenbogen sind im Querschnitt getroffen. Der dritte Kiemenbogen beginnt sich vom zweiten zu trennen.

Schnitt 7 (Reihe 4).

Der nächstfolgende Schnitt nach hinten zeigt in der Hauptsache dieselben Verhältnisse. Nur finden wir an einer Stelle der Labyrinthkapsel, die auf dem vorigen Schnitt knorpelig war, eine Lücke, die nur durch kernreiches Gewebe verschlossen wird. Diese Stelle befindet sich unterhalb des äusseren Bogenganges; die Lücke beginnt da, wo der untere Umfang des äusseren Bogenganges in die seitliche Begrenzung des Labyrinthes übergeht, und zieht nach unten innen zum Boden der Ohrkapsel. Diese Lücke stellt den Anfang der bleibenden Fenestra ovalis vor, die von einer kernreichen Membran, der Opercularplatte, verschlossen wird. Zu beiden Seiten der Lücke liegen die Durchschnitte der Jugularvene (oben aussen) und der Carotis (unten innen). Irgend welche Vertiefungen im Knorpel erzeugen die Gefässe nicht, vielmehr liegen sie demselben nur an. Der Knorpel des Kapselbodens überragt die Carotis nach aussen, ebenso der der seitlichen Wand die Jugularis nach unten. Auf dem nächsten Schnitt (8) zieht vom oberen Rand der membranösen Opercularplatte ein kleiner

ebenfalls kernreicher Fortsatz nach aussen bis zu einem mächtig entwickelten Muskel, der sich zum Teil am äusseren Umfang des äusseren Bogenganges ansetzt. Vom zweiten Visceralbogen sind nur noch wenige Spuren wahrzunehmen, auf dem nächsten Schnitt ist er bereits verschwunden. Der fünfte Schlundbogen hat sich deutlich vom vierten abgesetzt.

Schnitt 1 (Reihe 5) zeigt uns zum erstenmale im Operculargewebe deutliche Knorpelzellen, die scheinbar in continuierlichem Zusammenhang mit dem Knorpel der Labyrinthwand stehen. Sieht man genau zu, so findet man, dass dies durchaus nicht der Fall ist. Noch deutlicher wird das Verhältnis auf dem nächsten Schnitt, da sind oben wie unten die Ränder des Opercularknorpels nur durch kernreiches Bindegewebe mit dem Umfang des knorpeligen Fensterrahmens verbunden. Die Carotis liegt dem Oberkapselboden an, die Jugularis der Labyrinthwand. Vier Schnitte weiter hinten verschwindet das knorpelige Operculum und die Fenestra ovalis wird durch die häutige Membran geschlossen.

Stadium 3.

Larve ca. 23 mm lang. Object „E", Objectträger 4. Schnitt 1 geht durch den mittleren Abschnitt der Labyrinthkapsel. Die Basalplatte hängt continuierlich knorpelig mit dem Boden der Ohrkapsel zusammen. Das Dach der Schädelkapsel wird nicht von Knorpel, sondern von einer dünnen Membran gebildet. Die Labyrinthhöhle ist dagegen fast vollständig von Knorpel umgeben. Nur die mediale und laterale Wand sind nicht ganz knorpelig. Erstere wird von zwei Oeffnungen durchbrochen, von denen die eine, obere, dem Labyrinthanhang (Recessus labyrinthi s. Ductus endolymphaticus) zum Durchtritte in die Schädelhöhle, die andere, untere, dem Nervus acusticus zum Eintritt in die Labyrinthkapsel dient. Letztere zeigt unten aussen eine Lücke, die von membranösen Gewebe geschlossen wird, die Fenestra ovalis. Von Visceralbogen sind hier Spuren des Quadratum zu sehen, der Hyoidbogen, der erste, zweite und dritte Kiemenbogen sind quer getroffen.

Auf Schnitt 3 befindet sich auf der Fenestra ovalis der Durchschnitt einer platten Knorpelscheibe, des Operculum, die weder mit dem oberen noch mit dem unteren Umfang der Fenestra ovalis knorpelig in continuierlichem Zusammenhang steht, vielmehr befindet sich dazwischen eine Lücke, die von deutlich ausgesprochenem Bindegewebe erfüllt ist. Die Knorpelkapseln des Operculum sind kaum entwickelt, die Kerne der Knorpelzellen rundlich oval, die Grundsubstanz daselbst blassgelblich gefärbt, während der Knorpel der Ohrkapsel eine dunkelgefärbte Grundsubstanz mit grossen Knorpelkapseln aufweist. Vom äusseren Umfang des Operculum zieht ein kernreicher Bindegewebszug nach aussen bis zum oben beschriebenen Muskel, nach unten verliert er sich in das indifferente Gewebe. Das proximale Ende des Hyoids befindet sich unter der Fenestra ovalis und wird vom Muskel umgeben.

Dieser dichtkernige Bindegewebszug lässt sich aber auch nach vorn bis zum Quadratum verfolgen. Dieser Streifen repräsentiert das von den englischen Autoren (Huxley, Parker) benannte Ligamentum suspensorio-stapediale oder, wie es Gaupp in seiner Arbeit über Rana fusca bezeichnet, suspensorio-columellare (i. e. quadrato-columellare).

Im ganzen dieselben Verhältnisse finden wir auf Schnitt 9. Die Grundsubstanz des Operculum blassgelblich, Knorpelkapseln nur in der Mitte in ganz spärlicher Anzahl. An der gegen die Labyrinthhöhle gerichteten Fläche des Operculum befindet sich eine äusserst kernreiche Gewebsschicht, die nach unten in das untere äussere Perichondrium übergeht, nach oben sich allmählich in Bindegewebe verliert, worin die Vena jugularis eingeschlossen ist. In dem Dach der Kapsel befindet sich eine Lücke, die von membranösem Gewebe verschlossen wird. Ich erwähne dies nur, ohne darauf näher eingehen zu wollen, weil Parker diese Lücke auf Tafel XXIII, Fig. 1 abgebildet hat, deren Vorhandensein aber von Stöhr (p. 29)) in Abrede gestellt wird. Auf Schnitt 13 ist die knorpelige Verschlussplatte gänzlich verschwunden, sodass die Fenestra ovalis wieder nur

von einer kernreichen Membran geschlossen ist, die von den beiden obengenannten Gefässen eingefasst zu werden scheint. Vom Hyoidbogen ist hier nichts mehr zu sehen, sein oberes proximales Ende liegt zwei Schnitte davor (2 mal 20 Micra = 0,04 mm). Die vier Kiemenbögen sind im Querschnitt getroffen. Auf Schnitt 17 verschwindet die Fenestra ovalis, die Labyrinthkapsel ist wieder vollständig knorpelig.

Im folgenden gehe ich nun zur Schilderung eines älteren Stadiums über, wo die Verhältnisse am Operculum noch deutlicher geworden sind und an welch letzterem ein neues knorpeliges Gebilde, das sich unmittelbar an die äussere Fläche desselben anschliesst, zum ersten Male auftritt, die Columella.

Hinsichtlich der Deutung und Benennung dieses Gebildes werde ich noch später die Gründe auseinandersetzen, vorläufig beschränke ich mich auf die Schilderung der Befunde, die auf diesem Stadium wahrgenommen werden.

Stadium 4.

Larve von ca. 24 mm Länge.

Object „F", Objectträger 14, Schnitt 7 links.

Die Zustände am häutigen Labyrinth gleichen fast denen des völlig ausgebildeten Labyrinthes. Die knorpelige Ohrkapsel ist bedeutend höher als früher. Die anderen Dimensionen haben nicht in demselben Masse zugenommen. Die weitere Ausbildung des Sacculus und seiner Anhänge, namentlich die weitere Ausdehnung der perilymphatischen Räume haben dazu beigetragen, dass die Labyrinthkapsel eine relativ stärkere Zunahme in der Höhendimension aufweist als in den übrigen Dimensionen. So liegt denn auch der äussere Bogengang bedeutend höher über dem Niveau des Kapselbodens als früher. In der seitlichen Begrenzung des unteren Abschnittes der Kapselhöhle, unterhalb des äusseren Bogengangs, der gewissermassen eine Art Ausstülpung im mittleren Teil der Ohrkapsel darstellt, befindet sich die Fenestra ovalis, die hier, zwischen dem vorderen Umfang derselben und dem vorderen Rand des Operculum, häutig geschlossen erscheint. Mit Ausnahme dieser Lücke ist die

Labyrinthkapsel vollständig knorpelig. Das Dach der Schädelhöhle wird an dieser Stelle noch von einer bindegewebigen Membran gebildet. Die Basalplatte stellt eine continuierliche knorpelige Masse dar, da von der Chorda nichts mehr zu sehen ist. Unter der Basalplatte liegt das Parasphenoidale, aussen oben von der Ohrkapsel das Squamosum. Vom Visceralskelet sind hier getroffen: das Quadratum, der Zungenbeinbogen, die drei ersten Kiemenbögen und das von Stöhr als Urobranchiale bezeichnete Gebilde. Die Gefässe, die Jugularis und die Carotis, liegen im indifferenten Gewebe nur lose dem Knorpel an.

Schnitt 14. Hier erscheint mitten in der Fenestra ovalis das quergetroffene Operculum. Dasselbe ist weder oben mit dem oberen, noch unten mit dem unteren Umfang des knorpeligen Fensterrahmens unmittelbar knorpelig verbunden. Vielmehr existiert dazwischen, so wie wir es bereits für die jüngeren Stadien geschildert haben, eine spaltförmige Lücke, die nur von häutigem Gewebe verschlossen wird. Der Opercularknorpel erscheint auf dem Durchschnitt planconvex, mit der convexen Seite nach aussen gerichtet, dabei schräg gestellt von aussen oben nach innen unten. Da die Ebene der Fenestra ovalis nicht mit der durch die Innengrenze des äusseren Bogenganges gelegten zusammenfällt, sondern nach oben zu etwas lateralwärts verdrängt ist, so stösst die knorpelige Verschlussplatte an die Unterfläche des äusseren Bogenganges an. Weiter nach hinten (Schnitt 3, Objectträger 15) steht in directem Zusammenhang mit dem Operculum ein kurzer dünner Stab, der dunkelgelb gefärbt ist und somit bereits Knorpelgrundsubstanz enthält. Dieser kurze Stab erstreckt sich nach aussen bis zu dem oben beschriebenen Muskel und verliert sich nach unten in dichtes Bindegewebe, welches nach unten aussen ziehend sich an das obere Ende des Hyoids ansetzt. Auf den folgenden Schnitten ist der kurze Stab bereits verschwunden. Auf Schnitt 4, Objecttr. 16 ist auch das Hyoid nicht mehr zu sehen, die Schädelhöhle ist hier vollständig von Knorpel umgeben. Drei Schnitte weiter hinten (= 0,06 mm) verschwindet auch das Operculum,

und die Fenestra ovalis wird nur noch von Bindegewebe verschlossen.

Zum Schluss will ich noch einige Befunde am schalleitenden Apparat des ausgewachsenen Siredon beschreiben. Im grossen und ganzen haben sich die Verhältnisse nicht viel geändert. Der Kopf eines ca. 10 cm langen Exemplars wurde von vorn nach hinten in Querschnitte zerlegt, jeder Schnitt 50 Micra dick. Das Operculum ist auch hier an seiner ganzen Peripherie mit dem Umfang des Foramen ovale nicht unmittelbar durch Knorpel verbunden, sondern durch häutiges Gewebe, welches allerdings sehr dicht und fast ebenso dick ist wie die knorpelige Labyrinthwand. Das Operculum stösst hart an den knorpeligen Fensterrahmen an, immer aber ist eine Lücke dazwischen, die von Bindegewebe ausgefüllt ist. Das Operculum liegt vorn und hinten einer dichtkernigen derben Membran auf, in der Mitte dagegen nur einer dünnen Bindegewebsschicht, die aber immer noch bedeutend stärker ist, als das innere Perichondrium der Labyrinthwand.

Von besonderem Interesse ist auf diesem Stadium der nach aussen gerichtete Fortsatz des Operculum. Letzteres zeigt hier auf Schnitt 7, Objecttr. 21, im Durchschnitt ungefähr die Form eines gleichschenkeligen Dreiecks, dessen Spitze nach unten innen, dessen Basis aber nach oben aussen gerichtet ist. Von der oberen äusseren Ecke der Basis geht nun in directer Fortsetzung des Operculum ein Knorpelstreifen nach aussen, der allmählich breiter werdend, bis an die Musculatur reicht. Nach unten verliert er sich, ohne scharfe Grenze zu bilden, in Bindegewebe, welches in Form eines dichten Gewebszuges zwischen Muskel und Schleimhaut nach unten aussen zieht und, am Ende ganz dichtkernig, an das dorsale, proximale Ende des Hyoids sich ansetzt.

Dieser stabförmige Knorpelfortsatz des Operculum, welchen ich als Columella ansehen möchte, lässt sich noch auf mehreren weiter nach hinten folgenden Schnitten verfolgen. Die Jugularvene liegt ganz oberhalb der Columella, die Carotis über der ganz schmalen Lücke zwischen unterem Rande des Operculum und unterem Umfang des

Foramen ovale, zum Teil auf das Operculum, zum Teil auf die Wand der Labyrinthkapsel übergreifend. Das äussere untere Perichondrium des Kapselbodens geht in die bindegewebige Schicht über, welcher das Operculum aufliegt.

Auf Schnitt 10, Objectträger 23, verschwindet die Fenestra ovalis, sechs Schnitte weiter hinten das Hyoid.

Betrachten wir nun im folgenden die Entwickelung der Fenestra ovalis, des Operculum und seines nach aussen ragenden Fortsatzes, der Columella, an der Hand der oben geschilderten Befunde beim Axolotl, so lässt sich, was die Fenestra ovalis betrifft, mit voller Sicherheit behaupten, dass dieselbe nur einen Teil der ursprünglichen häutigen periotischen Hülle darstellt, der keine knorpelige Differenzierung eingeht.

Auf dem ersten von mir beschriebenen Stadium, bei einer Larve von 10 mm Länge, tritt bereits am äusseren Umfang des äusseren Bogenganges die Verknorpelung des periotischen Gewebes auf, zu einer Zeit, wo vom eigentlichen Parachordalknorpel in dieser Gegend, mesotischen Region von Stöhr, noch keine Spur wahrzunehmen ist. Die Verknorpelung schreitet von hier aus auf die Decke (nach oben) fort, nach vorn und hinten, daselbst etwas nach innen umbiegend, und greift endlich nach unten auf den unteren Umfang des äusseren Bogenganges über. Nach kurzer Zeit treten, abgesehen vom äusseren Umfange des äusseren halbkreisförmigen Kanals, noch zwei weitere Verknorpelungsstätten auf, an der medial-oberen und an der medial-unteren Kante des Labyrinthes. Von der ersteren schreitet die knorpelige Differenzierung nach unten auf die mediale Wand und nach oben auf die Decke fort, wo es mit dem von aussen kommenden Knorpel zusammenstösst. Von der letzteren geht der Verknorpelungsprocess einmal nach oben in die Höhe und wächst, verschiedene ein- und austretende Gebilde umkreisend und auf diese Weise die späteren Foramina erzeugend, der von der medial-oberen Kante herabsteigenden Partie entgegen, sodass die mediale Wand der Labyrinthkapsel entsteht, dann geht die Verknorpelung nach innen, nach der Chorda zu, erreicht

dieselbe aber nicht, da sich inzwischen eigentlicher parachordaler Knorpel in schmaler Schicht gebildet hat. Endlich nimmt auch der Boden der Ohrkapsel an der medialen unteren Kante seinen Ausgang, verbindet sich vorn und hinten mit dem von aussen kommenden periotischen Knorpel, in der Mitte aber hört er mit freiem Rande auf, indem er hier, im mittleren Abschnitt der Labyrinthkapsel, mit dem unteren Umfang des äusseren Bogenganges eine Lücke begrenzt, die von kernreichem periotischem Gewebe verschlossen wird. Diese Lücke, die sich in der unteren äusseren Wand des knorpeligen Ohrlabyrinthes befindet, stellt die Fenestra ovalis vor. Sie ist somit eine nicht verknorpelnde Partie der ursprünglichen periotischen Hülle.

Ich kann mich daher der von Reichert, Parker und Wiedersheim vertretenen Ansicht, dass die Fenestra ovalis sich erst secundär bilde, nachdem bereits ein Zustand totaler Verknorpelung der periotischen Kapsel existiert habe, durchaus nicht anschliessen, befinde mich aber hierin in Übereinstimmung mit Stöhr, der zuerst diese Ansicht ausgesprochen hat und mit Gaupp, der denselben Entwickelungsmodus neuerdings für die Anuren in seiner Monographie über Rana fusca beschrieben hat.

Was nun ferner die Genese der knorpeligen Verschlussplatte anlangt, so sehe ich sie zuerst bei Larven von ca. 18 mm Länge auftreten. In dem das ovale Fenster verschliessenden membranösen Operculargewebe tritt nicht ganz in der Mitte, mehr dem oberen und vorderen Rande nahe, Knorpelgewebe auf. Die Zellen haben bereits Knorpelgrundsubstanz ausgeschieden, wodurch die Partie einen gelblichen Farbenton erhält, während Knorpelkapseln noch nicht in aller Deutlichkeit vorhanden sind. Dieser der Fenestra ovalis aufliegende Knorpel, das Operculum, ist an keinem Punkte seiner Peripherie mit dem Umfange des knorpeligen Fensterrahmens direct knorpelig verbunden, vielmehr befindet sich überall, sowohl vorn wie hinten, oben und unten, eine deutliche Lücke, die von einer bindegewebigen Masse ausgefüllt wird. Diese Lücke ist auf jungen Stadien hinten relativ weit, während sie vorn, zwischen dem

vorderen Rande des Operculum und dem vorderen Umfang des Foramen ovale, ziemlich eng ist, mehr spaltförmig, sodass sie sich nur auf zwei bis drei (20 Micra dicken) Schnitten verfolgen lässt. Bei einer ca. 24 mm langen Larve, welche wohl dem von Stöhr beschriebenen und zum Teil abgebildeten Stadium einer 24 mm langen Tritonlarve entsprechen dürfte, finde ich sie auf drei Querschnitten, also in einer Ausdehnung von 60 Micra (= 0,06 mm). Bei einem ausgewachsenen, ca. 10 cm langen Axolotl, der in 50 Micra (= 0,05 mm) dicke Schnitte zerlegt wurde, ist sie nur auf einem Schnitt zu treffen. Ebenso ist die Lücke oben relativ enger als unten, sodass es bei einer zu starken Färbung den Anschein gewinnt, das Operculum sei mit dem Umfang der Fenestra ovalis direct verbunden, sieht man dann aber genau zu, so findet man immer eine deutliche Schicht faserigen Gewebes dazwischen.

Was nun das Operculum an sich betrifft, so erscheint es schon bei Larven von 20 mm Länge bedeutend dicker als die Wand der Labyrinthkapsel. Die Knorpelkapseln sind dabei nur in der Mitte des Operculum gut entwickelt, die Grundsubstanz blassgelb gefärbt, während sonst der Knorpel dunkelgelb aussieht und überall stark entwickelte Knorpelkapseln aufweist. Auf der der Kapselhöhle zugewandten Seite zeigt das Operculum auf allen Stadien eine mehr oder minder dicke kernreiche Membran, die in das äussere Perichondrium des Labyrinthbodens übergeht, nach oben dagegen sich allmählich in das indifferente Gewebe verliert, welches sich unter dem äusseren Bogengang befindet.

Auf die Deutung dieser Befunde komme ich bald zu sprechen.

Auf die Entwickelung des Operculum folgt die der Columella, welche einen directen Fortsatz des ersteren darstellt. Die erste Andeutung dieses Gebildes finde ich bei Larven von ca. 18 mm Länge, wo von dem oberen Rande des Operculum ein derber Gewebszug nach aussen zum oben beschriebenen Muskel zieht, der sich mit einigen Fasern an das Operculum ansetzt (Musc. stapedius der Autoren, Musc. opercularis von Gaupp). Das

Hyoid befindet sich bereits in der Labyrinthgegend unterhalb der Fenestra.

Auf älteren Stadien bei einer Larve von ca. 24 mm Länge geht vom Operculum, nach dem Muskel ziehend, ein dunkelgelber Streifen aus, der also bereits Knorpelgrundsubstanz enthält. Nach unten verliert er sich allmählich in dichtes Bindegewebe, welches sich bis zum oberen Ende des Hyoids erstreckt. Schliesslich sieht man auf dem letzten von mir beschriebenen Stadium in directem Zusammenhang mit dem Operculum einen kleinen kurzen Knorpelstab nach aussen zum Muskel ziehen, dem er dann mit ziemlich breitem Ende anliegt. Nach unten setzt sich dieser Knorpelstab in einen dichten Bindegewebszug fort, der zwischen Muskel und Schleimhaut nach unten aussen zieht und sich dabei etwas verschmälert, um am Ende wieder breiter und zugleich kernreicher zu werden und sich an das proximale, dorsale Ende des Hyoids anzusetzen.

Das Operculum entsteht also nach dem oben Auseinandergesetzten in der Fenestra ovalis auf einer kernreichen Membran, ohne mit dem Umfang des knorpeligen Fensterrahmens an irgend einer Stelle in direkten Zusammenhang zu treten. Von seiner äusseren Fläche geht ein knorpeliger Fortsatz aus, der Knorpelstab oder die Columella, der sich seinerseits nach unten in einen dichten Gewebsstrang fortsetzt, welcher in der Mitte etwas schmal, an seinem unteren Ende aber wieder breit und kernreich wird und sich so an das obere Ende des Hyoids ansetzt.

Über den Ursprung des Operculum und der Columella kann man nun wohl kaum mehr im Zweifel sein. Das Operculum mitsamt der Columella stellt in genetischer Beziehung ein einheitliches Gebilde vor, welches sich vom Visceralskelett herleitet, und zwar vom oberen Abschnitt des zweiten Schlundbogens, des Hyoidbogens.

Das proximale Drittel differenziert sich zu Knorpel, wobei der Verknorpelungsprozess centrifugal vorschreitet. Dadurch entsteht das Operculum und darauf die Columella. Das mittlere Drittel stellt einen schmalen Streifen

fibrösen Gewebes dar, das distale Drittel endlich verdichtet sich zu einem derben Gewebstreifen, ohne dabei eine knorpelige Differenzierung einzugehen. Mittleres und unteres Drittel könnte man zusammen als ein Band auffassen, welches sich zwischen Columella einerseits und Hyoid andererseits erstreckt, und als Ligamentum hyo-columellare bezeichnen.

Hinsichtlich der Homologie dieses Gebildes in vergleichend anatomischer Beziehung, so möchte ich das Operculum mit der Columella samt dem ligamentum hyo-columellare als das Homologon des Hyo mandibulare der Haie ansehen.

Wie weit aber eine Homologie zwischen dem schallleitenden Apparat der Urodelen und dem der Anuren einerseits sowie der Amnioten andererseits besteht, vermag ich nicht mit voller Bestimmtheit zu entscheiden, namentlich nicht in Bezug darauf, ob die Columella der Reptilien und Vögel sowie der Stapes der Säugetiere und des Menschen dem ganzen oberen Abschnitt des Hyoidbogens oder dem Operculum nebst der Columella, also bloss dem oberen Drittel des bezeichneten Abschnittes homolog sei. Dass aber die Stapesplatte und die Schenkel des Steigbügels ein einheitliches, genetisch zum Hyoidbogen gehöriges Element darstellt, halte ich nunmehr für gesichert, zumal die neueren Forschungen über die Stapesanlage dafür sprechen (Baumgarten, Jacoby, Zondeck, Dreyfuss und neuerdings Siebemann).

Vergleiche ich nun die Ergebnisse meiner Untersuchungen mit den von früheren Autoren gemachten Angaben, so bestehen viele Differenzpunkte, die zum Teil von der Verschiedenheit der Untersuchungsmethode herrühren. Ich kann mich daher der von Reichert, Parker und Wiedersheim vertretenen Anschauung, dass das Operculum ein abgeschnürter Teil der Labyrinthwand sei, auf Grund meiner oben geschilderten Befunde durchaus nicht anschliessen. Nur gegen Stöhr möchte ich bemerken, dass ich auf allen meinen Stadien stets eine von Bindegewebe ausgefüllte Lücke zwischen dem vorderen Rande des Operculum und dem vorderen Umfang des knorpeligen Fensterrahmens gefunden habe.

Die Dicke meiner Schnitte betrug in der Regel 20 Micra. Stöhr hat diese Lücke auf seinen 50 Micra dicken Schnitten (auf p. 27 findet sich die Bemerkung in Parenthese „4 Schnitte = 0,2 mm“) vielleicht deshalb nicht sehen können, weil sie relativ eng ist, wie bereits oben bemerkt wurde. Übrigens hat neuerdings Gaupp für Rana fusca ebenfalls die Angabe gemacht, dass das Operculum in der Fenestra entstehe ohne jeden knorpeligen Zusammenhang mit der Labyrinthkapsel. Allerdings deutet er seinen Befund als selbständige Verknorpelung des Operculargewebes und fasst die Columella als den verknorpelten Anfangsteil des Lig. suspensorio-columellare auf. Diese Deutung kann ich für Axolotl nicht als richtig ansehen, da ich die Verbindung zwischen Columella und Hyoid da finde, wo vom Quadratum nichts mehr zu sehen ist. Zudem befinden sich unter dem Operculum eine kernreiche Membran, die es nicht als wahrscheinlich erscheinen lässt, dass die membranöse Opercularplatte sich selbständig knorpelig differenziere.

Das Lig. suspensorio-columellare fasse ich mit Gadow (Philosoph. Transact. 1888 B) als Lig. quadrato-hyomandibulare auf.

Im übrigen befinde ich mich im Einklang mit Hasse und Retzius, die beim fertig ausgebildeten Tiere die Verschlussplatte mit der Columella als ein einheitliches Gebilde beschreiben, ebenso mit Gadow und Iwanzoff (Anat. Anz., IX. Band, No. 18), die auf Grund allgemeiner phylogenetischer Betrachtungen zu einem ähnlichen Resultate kommen, wie ich auf dem Wege der Ontogenese, der Entwicklungsgeschichte.

Zum Schluss erfülle ich noch eine angenehme Pflicht, indem ich meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. Hertwig für die Anregung, für die Überlassung des Materials, für die gütige Förderung und Prüfung meiner Untersuchungen meinen besten Dank ausspreche. Ebenso danke ich Herrn Dr. Kopsch, früherem Assistenten am II. anatomischen Institut, für die Liebenswürdigkeit, mit der er meine Untersuchungen unterstützt hat.

Litteraturverzeichniss.

Baumgarten, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen. Archiv für mikroskopische Anatomie. Band 40.

Cope, E. D., On the relations of the hyoid and otic elements of the skeleton in the Batrachia. Journal of Morphologie. II, 2. 1889.

Cuvier, G., Ossemens fossiles. Tome V, P. II. Paris 1824,

Dreyfuss, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Mittelohrs und des Trommelfells des Menschen und der Säugetiere. Morpholog. Arbeiten. B. II, 93.

Dugès, A., Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens. Mémoires présentées à l'Académie royale des sciences. T. VI. Paris 1835.

Gadow, H., On the modifications of the first and second visceral arches. Philosoph. Transactions. 1888. B.

Gaupp, Beiträge zur Morphologie des Schädels. Primordialcranium und Kieferbogen von Rana fusca. Breslauer Habilitationsschrift. Morph. Arbeiten. Band II. Jena 1893.

Hasse, C., Anatomische Studien. Leipzig 1873.

Hertwig, O., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. 5. Auflage. Jena 1896.

Iwanzoff, J., Das Mittelohr etc. Anatom. Anzeiger 1893. IX. Band. No. 18.

Jacoby, M., Beitrag zur Kenntnis des menschlichen Primordialcranium. Archiv für mikrosk. Anat. 1894. Band 44.

Parker, W. K., On the Structure and Development of the Skull of Common Frog. Philosophical Transactions 1871.

— On the Structure and Development of the Skull in the Urodelous Amphibia. Philosophical Transactions 1877.

Parker und Bettany, The morphology of the Skull. Deutsch von Vetter. Stuttgart 1879.

Reichert, Über die Visceralbogen im Allgemeinen und deren Metamorphose bei den Vögeln und Säugetieren. Archiv für Anatomie 1837.

— Vergleichende Entwicklungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien. Königsberg 1838.

Siebemann, Die ersten Anlagen von Mittelohrraum und Gehörknöchelchen des menschlichen Embryo in der 4. bis 6. Woche. Archiv für Anatomie und Physiologie 1894.

Stöhr, P., Zur Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels. Würzburger Habilitationsschrift 1879. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Leipzig 1879.

— Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfskelets der Anuren. 1880.

Wiedersheim, Das Kopfskelett der Urodelen 1877.

Zondeck, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen. Archiv für mikrosk. Anat. 1895. Band 44.

Thesen.

I.

Die Labyrinthkapsel ist eine selbständige Sinneskapsel um das häutige Ohrlabyrinth und ist erst nachträglich in das Cranium einbezogen worden.

II.

Eine Immunität gegen Eiterung besteht wohl nicht.

III.

Die Neuronlehre ist so lange nicht über allen Zweifel erhaben, als bis der entwicklungsgeschichtliche Beweis hierfür erbracht ist.

Lebenslauf.

Verfasser dieser Arbeit, Michael Witebsky, israelitisch, wurde am 11. Januar 1869 als Sohn des Kaufmanns H. Witebsky zu Georgenburg geboren, wo er die Gemeindeschule besuchte. Seine wissenschaftliche Vorbildung erhielt er zu Frankfurt am Main auf dem städtischen Gymnasium, welches er Herbst 1890 mit dem Zeugnis der Reife verliess, um Medicin zu studieren.

Die ersten vier Semester war er bei der medicinischen Facultät der Julius-Maximilians-Universität zu Würzburg immatriculiert, von October 1892 bis April 1895 bei der medicinischen Facultät der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin inscribiert.

Während seiner klinischen Semester hat er sich als Coassistent beschäftigt, und zwar je ein halbes Jahr auf der chirurgischen Klinik des Herrn Geheimrats v. Bergmann (bei Herrn Doc. Dr. Schimmelbusch (†) und auf der II. medicinischen Klinik des Herrn Geheimrats Gerhardt (bei Herrn Stabsarzt Doc. Dr. Grawitz), ca. drei Monate an der Universitätspoliklinik des Herrn Geheimrats Senator (bei Herrn Doc. Dr. Rosenheim), je zwei Monate an der laryngologischen Universitätspoliklinik des Herrn Geheimrats B. Fraenkel und an der dermatologischen Poliklinik des Herrn Dr. Joseph.

Am 14. Juli 1892 bestand er das Tentamen physicum (in Würzburg), am 23. Juli das Examen rigorosum pro grad. doct. (in Berlin) und am 27. December 1895 das Staatsexamen (in Berlin).

Während seiner Studienzeit besuchte er die Vorlesungen, Kliniken und Curse folgender Herren:

In Würzburg: Bonnet, Decker, Fick, E. Fischer, Kölliker, Roentgen, Sachs, Semper (†), O. Schulze und Schenk.

In Berlin: B. Baginsky, v. Bergmann, Grawitz, Gusserow, O. Hertwig, Jolly, G. Klemperer, Langgaard, L. Lewin, A. Martin, Nagel, v. Noorden, Olshausen, Rubner, Schimmelbusch (†), Schweigger, Senator, Sonnenburg, R. Virchow, Winter.

Allen diesen meinen hochverehrten Lehrern spreche ich an dieser Stelle meinen ehrerbietigsten Dank aus.